Untersuchungen zur intraspezifischen Variabilität von Lautäußerungen bei Säugetieren[1]

Von Günter Tembrock

Eingang des Ms. 16. 3. 1964

1. Einleitung

Die bisherigen bioakustischen Untersuchungen an Säugetieren beschränken sich auf bestimmte Probleme der Orientierung (Fledermäuse, Delphine), bei den Delphinen auch auf einige andere Gesichtspunkte (vgl. Lilly 1961); im übrigen steht unsere Gesamtkenntnis für diese Gruppe hinsichtlich der Lautäußerungen noch weit hinter der für die Insekten und Vögel zurück (vergl. Tembrock 1959 a, Schwartzkopff 1962, Tembrock 1963 c, Andrew 1963). Selbst die Fische und Amphibien sind in mancherlei Hinsicht bereits besser mit modernen Methoden untersucht worden als Säugetiere. Das hat verschiedene Gründe: einmal äußern viele Säugetiere nur unter sehr spezifischen Bedingungen, und in freier Wildbahn relativ selten, Laute. Zum anderen ist die Herstellung brauchbarer Bandaufnahmen schwierig, und außerdem erscheinen die Laute vielfach so variabel, daß sie klare Definitionen erschweren und vergleichenden Untersuchungen erhebliche Schwierigkeiten bereiten. So vermutet Schwartzkopff, daß den Lautäußerungen der Säugetiere „der die Vögel auszeichnende hohe Grad artlicher Differenzierung“ fehle: „Es ist fraglich, ob die Stimme bei der genetischen Isolierung der Säugerarten eine entscheidende Rolle spielt“ (Schwartzkopff 1962, p. 310).

Darauf läßt sich gegenwärtig keine verbindliche Antwort geben, doch möchte ich auf Grund unseres bisher zusammengetragenen Lautmaterials (1985 Aufnahmen von ca. 90 Arten) vermuten, daß die Bedeutung der Lautgebung als genetischer Isolationsmechanismus für die einzelnen Gruppen und Arten sehr unterschiedlich ist. Bei den Walen, aber auch bei Fledermäusen und Primaten kann mit einer wesentlichen Anteilnahme von Lautäußerungen im Rahmen territorialer Verhaltensmuster sowie der Geschlechterfindung gerechnet werden.

Es wurde bereits an anderer Stelle versucht, objektive Ordnungsprinzipien in die Kennzeichnung der Laute höherer Wirbeltiere (und speziell auch der Säugetiere) zu tragen (Tembrock 1960). Manche Lautformen zeigen eine prägnante artspezifische Gestaltung, die sicher auf einen bestimmten Selektionsdruck zurückzuführen ist; andere erweisen sich als variabel und schwer definierbar. Es wurde in einer gesonderten Untersuchung darauf hingewiesen, daß die Anwendung des Superpositionsprinzipes auf die Lautäußerungen der Säugetiere einen Teil dieser Variabilität deutbar macht: hier überlagern sich zwei Lautformen, teilweise mit wechselnden Intensitäten, so daß die verschiedensten Zwischenstufen auftreten können, teilweise ritualisiert mit Signalfunktion und damit in der Kombination artlich fixiert (Tembrock 1963). Diese phonetische Superposition allein reicht jedoch nicht zur Klärung der hohen Variabilität innerhalb der Lautgebung der Säugetiere aus. Es erweist sich als notwendig, zunächst die artspezifisch fixiert erscheinenden Lautformen genauer zu untersuchen. Sie müssen über bestimmte Evolutionsmechanismen zustande gekommen sein. Erst wenn man ihre Eigenschaften, die inter- und intraspezifische Variabilität übersehen kann, ist es möglich, das Problem der Variabilität der übrigen Lautformen systematisch zu untersuchen.

Generell wollen wir im Zusammenhang mit der Variabilität unterscheiden:

[1] Herrn Prof. Dr. Klaus Zimmermann zum 70. Geburtstage.

a. interspezifische Variabilität (Abänderungen einer homologen Lautform innerhalb einer Artengruppe).
b. Intraspezifische Variabilität (Abänderungen einer bestimmten definierbaren Lautform innerhalb einer Art).
   1. Geographische Variabilität (Abänderungen in Abhängigkeit von der geographischen Verbreitung, also gegebenenfalls gebunden an bestimmte Unterarten).
   2. Interindividuelle Variabilität (Abänderungen von Individuum zu Individuum einer Art).
   3. Sexualdimorphe Variabilität (Abänderungen in Abhängigkeit vom Geschlecht).
   4. Intraindividuelle Variabilität (Abänderungen beim selben Tier).

Alle diese Unterscheidungen können also nur durchgeführt werden, wenn eindeutig und objektiv definierbare Lautformen vorliegen. Unabhängig davon kann es eine Variabilität im Lautrepertoire geben, auch in der Bereitschaft zur Lautgebung (Schwellenverschiebungen).

Unter diesen Voraussetzungen erfassen wir zunächst die primären Konstituenten der Lautgebung. Primäre Lautformen wollen wir bei Säugetieren jene nennen, die nachweislich nicht durch Kombination anderer zustande gekommen sind, sekundäre Lautformen sind dagegen die Mischlaute, die durch Superposition von Primärlauten zustande kommen. Die primären Lautformen ordnen wir nach den bereits erwähnten objektiven Kriterien (Tembrock 1960, 1963 a).

In der vorliegenden Arbeit soll nur die intraspezifische Variabilität primärer Lautformen bei Säugetieren an einigen Beispielen untersucht werden. Für die interspezifischen Abänderungen wurden mit dem Versuch der Anwendung der Homologie-Kriterien bereits früher einige Beispiele gegeben (Tembrock 1958/59, 1959 a, 1959 b, 1959 c, 1960, 1961, 1962, 1963 a). Inwieweit die hier erörterten Möglichkeiten der Variabilität allein auf genetische Grundlagen zurückgeführt werden können, läßt sich beim heutigen Wissensstand nicht entscheiden.

2. Material, Methoden

Ausgewertet wurden Tonbandaufnahmen aus dem Archiv des Zoologischen Instituts der Humboldt-Universität. Die Fuchsaufnahmen wurden im Institut selbst mit Netzgeräten (vorwiegend 76 cm/s) durchgeführt, die übrigen Aufnahmen vorwiegend im Tierpark Berlin sowie in einigen anderen Zoologischen Gärten mit Batteriegeräten (R 26, Minifon hi-fi).

Die Auswertung erfolgte vor allem über das Schallspektrometer SSp-10 (Funkwerk Köpenick). Einzelheiten der Registriertechnik wurden an anderer Stelle dargestellt (Tembrock 1963 b). Das dort beschriebene Verfahren wurde jedoch dadurch modifiziert, daß der Photoansatz für Oszillographen vor den Spektrometer-Schirm gesetzt wurde und die Registrierkamera unter Ausschaltung der eingebauten Optik so montiert, daß der Lichtstrahl unmittelbar auf den Registrierfilm traf. In einigen (jeweils angegebenen) Fällen wurden die Bänder mit halber Geschwindigkeit abgespielt, um die zeitliche Auflösung zu vergrößern. Die Registrierkamera markiert Zeitmarken mit 50 Hz, jede 5. Marke wird verstärkt aufgezeichnet. Den Abbildungen liegen Kontaktabzüge der Originalfilmstreifen zugrunde. Die tiefen Frequenzen liegen stets auf der Seite der Meßmarken; aus technischen Gründen liegen bei einigen Abb. die Meßmarken oben, dann sind auch die Frequenzen (aufsteigend) von oben nach unten zu lesen, der Verlauf der Aufzeichnung jedoch stets von links nach rechts. Einzelheiten zum Frequenzspektrum werden im Text angegeben. Mit Ausnahme der Abb. 18, die mit einer anderen Optik hergestellt wurde, umfaßt der jeweils dargebotene Ausschnitt aus dem Spektrum 4 Oktaven. Die Siebung unterteilt jede Oktave in Viertel; zwischen zwei Okta-

ven ist der Abstand etwas größer. Bei den jeweils verglichenen Individuen wurde der Ausschnitt aus dem Gesamtspektrum unverändert belassen. Die Oszillogramme wurden nach dem üblichen Verfahren hergestellt, im Interesse einer einheitlichen Abbildungstechnik sind sie hier ebenfalls als Negative wiedergegeben.

3. Geographische Variabilität

Über spezifische Lautvarianten bei geographischen Unterarten ist bisher bei Säugetieren wenig bekannt, obwohl manche Arten eine weite Verbreitung haben. Exakte Untersuchungen mit modernen Methoden fehlen hier noch völlig. Hier sei als einziges Beispiel der Formenkreis des Rothirsches (*Cervus elaphus* L.) vorgeführt (vgl. Donath 1960). Nach der neuesten Zusammenstellung (Haltenorth 1963) handelt es sich hierbei um eine Art mit 23 Unterarten. Abb. 1 gibt jeweils ein typisches Spektrogramm folgender Unterarten: *Cervus elaphus hippelaphus* Erxl., *Cervus e. bactrianus* Lyd., *Cervus e. xanthopygus* Milne-Edw. (= *lühdorfi* Bolau), *Cervus e. sibiricus* Severtz. und *C. e. canadensis* Erxl. Obwohl *xanthopygus* näher an *canadensis* gerückt wird, steht nach der Ausgestaltung der Brunftrufes der Altai-Maral *(sibiricus)* dem Wapiti näher. Beim mitteleuropäischen Rothirsch dominieren tiefere Frequenzen (320—538 Hz) und die nächste Oktave, dazu Obertöne; der Ruf ist recht konstant und ohne stärkere innere Bewegung (typischer Hauptruf). Beim Buchara *(bactrianus)* sind tiefere Frequenzen (um 320—380 Hz) — wenn auch schwächer — vertreten, doch dominieren die Frequenzen um 760,904 und 1076 Hz im mittleren Abschnitt des stärker bewegten Rufes, dazu kommen stärkere obere Anteile von 1280 bis 2152 Hz. Der Laut ist wenig länger als beim mitteleuropäischen Rothirsch, doch ist die Länge recht variabel. Der Isubra *(xanthopygus)* ist hier mit einem sehr langen Ruf vertreten, dessen tiefste Frequenzen bei 380 Hz liegen, die jedoch nicht durchgängig vertreten sind, dann bei 425 Hz, im ersten Abschnitt und im letzten Drittel sogar bei 538 Hz. Der polyphon klingende Ruf hat starke Anteile in höheren Bereichen, durchgängig um 640 und 1076 Hz (ferner 1808 und 2152 Hz sowie 2560 und 3040 Hz). Beim Altai-Wapiti *(sibiricus)* sind nur zu Beginn und am Ende tiefere Frequenzen (um 538 Hz) vertreten, es dominieren im Mittelabschnitt des Rufes die Bereiche um 760, 904 und 1076 Hz (mit Harmonischen in den nächsthöheren Oktaven). Der Verlauf des Rufes ist durchaus dem amerikanischen Wapiti ähnlich. Bei diesem *(canadensis)* haben wir ebenfalls den Tonhöhenanstieg zu Beginn (von 760 Hz beginnend — nur ganz kurz sind die 452 Hz „angetippt"). Dann liegen die Hauptfreqenzen bei 1280, 1520 und 1808 Hz mit Obertönen. Erst die anschließenden Sprenglaute haben tiefere Anteile (fast dem Spektrum des Altai-Marals entsprechend) (vgl. auch Abb. 12). Bei den hier untersuchten Unterarten ist im ganzen ein Tonhöhe-Anstieg von West nach Ost im Verbreitungsgebiet deutlich.

a
b
c
d
e

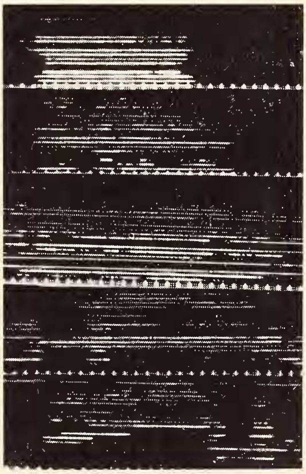


Abb. 1. Spektrogramme vom Brunftruf von (a) *Cervus elaphus hippelaphus* Erxl., (b) *Cervus e. bactrianus* Lyd., (c) *Cervus e. xanthopygus* Milne-Edw., (d) *Cervus e. sibiricus* Severtz., (e) *Cervus e. canadensis* Erxl. (Aufnahmen: Tierpark Berlin, Zoo Halle).

4. Interindividuelle Variabilität

Bei der interindividuellen Variabilität ist es nicht immer leicht, die eindeutig sexualdimorphen Unterschiede von rein individuellen, geschlechtsunabhängigen zu unterscheiden. Hinzu kommt, daß bei manchen Säugetieren, deren Laute in Zoologischen Gärten aufgenommen werden, ein sicheres Ansprechen des Geschlechtes schwierig ist. Daher werden zwischen dieser und der folgenden Gruppe Überschneidungen möglich sein. Erst umfangreiches Material für bestimmte Arten kann sichere Aussagen über echte sexualdimorphe Lautformen gestatten. Am sichersten ist daher für die Bestimmung nicht geschlechtsabhängiger Unterschiede der Vergleich gleichgeschlechtlicher Individuen. Generell ist zu erwarten, daß nicht nur die funktionelle Bedeutung des Lautes bestimmend auf die interindividuelle Variabilität einwirkt, sondern auch der Grad der Ausgestaltung. Rein theroretisch bieten komplexere Lautgebilde mehr Möglichkeiten zur Variation als einfache. Daher sind im folgenden in Anlehnung an unseren Einteilungsvorschlag Beispiele für Lautformen verschiedenen Komplexgrades gegeben.

A. Einzellaute: einsilbiger Kurzlaut

Lemur catta L.; maunzender Stimmfühlungslaut, den man in einer Gruppe sehr oft zu hören bekommt. Bei genauerer Beobachtung lassen sich bereits subjektiv Einzelindividuen an ihrer „Klangfarbe" erkennen. Abb. 2 gibt die Laute von 4 Individuen wieder, die auch das menschliche Ohr unterscheidet. Jedes dieser Tiere zeigt ein spezifisches, vom anderen unterschiedenes Klangspektrum (das Geschlecht der Tiere ist hier nicht bekannt). Die Lautlänge ist bei allen etwa gleich und beträgt 0,5 sec. Tier (a) hat den Hauptanteil des Lautes bei den Vierteloktaven 904 und 1076 Hz, weiter bei 2560 und 3040 Hz (beim zweiten Laut Harmonische bei 5220 Hz). Dazu kommen noch tiefere Frequenzen bei 640 und 760 Hz. Tier (b) hat seine Hauptfrequenzen bei 3616 und 4304 Hz (ferner 5120 und 7070 Hz). Das dritte Individuum hat eine Hauptfrequenz bei 1976 Hz, dazu die nächst höhere Oktave (2560 bis 4304 Hz), einige Anteile im Endabschnitt des Lautes bei 904 Hz. Beim letzten Tier umfaßt das Spektrum ziemlich genau die beiden Oktaven von 1280 bis 4304 Hz. Das ist ein Laut, der sich auch für das menschliche Ohr sofort durch seine Tonhöhe unterscheidet.

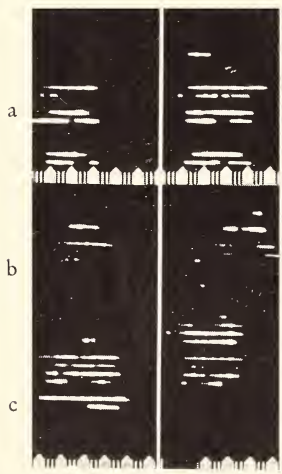


Abb. 2. Spektrogramme von Stimmfühlungsrufen von *Lemur catta* L., a, b, c und d verschiedene Tiere. (Zoo Leipzig, Zoo Berlin).

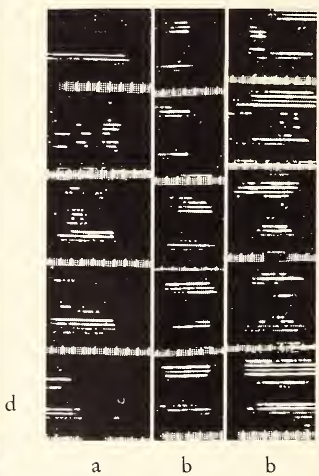


Abb. 3. Spektrogramme von *Bos indicus* L. (Nellore-Zebu), Kühe (a = 5 Laute, b = 10 Laute) (Tierpark Berlin).

Der Ruf des Nellore-Zebu (*Bos indicus* L.) ist eine Übergangsform zu den Langlauten. Im Gegensatz zum Kaukasischen Zwergzebu scheinen die indischen Zeburassen

weit weniger stimmfreudig zu sein. Abb. 3 gibt eine Anzahl von Rufen von zwei Kühen des Nellore-Zebu wieder. Beide sind auch subjektiv klanglich leicht zu unterscheiden, (b) ist ungleich volltöniger. Die Frequenzspektren sind durchgängig deutlich

a b c d

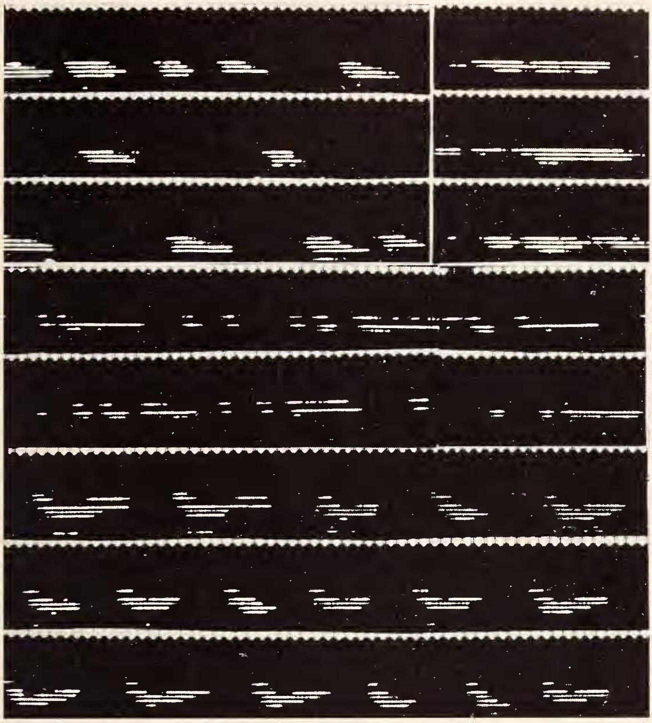


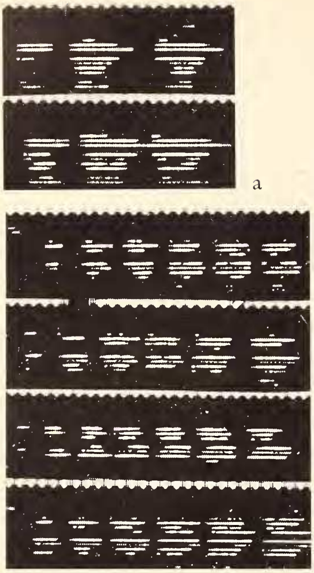
Abb. 4. Spektrogramme der Stimmfühlungsrufe von *Hylobates lar* L., vier verschiedene Weibchen (a, b, c und d) (Tierpark Berlin, Zoo Berlin, Zoo Rostock, Zoo Köln).

verschieden; gewisse Unterschiede bei einem Tier können auf verschiedener Stellung zum Mikrophon beruhen. Beim Tier (a) liegen die Hauptfrequenzen bei 452 und 538 Hz, dazu Obertöne unregelmäßiger Verteilung und innerhalb des Lautes wechselnd, während bei Tier (b) die Grundfrequenzen zwischen 320 und 538 Hz liegen, dazu aber starke Anteile zwischen 1280 und 2152 Hz kommen; die Lautlänge ist bei beiden Tieren variabel (etwa 0,5 bis 0,8 sec.).

Für Langlaute werden unter (5) und (6) Beispiele gegeben.

B. Lautfolgen, homotyp, ohne Strophenbildung

Beim Weißhandgibbon *(Hylobates lar* L.) sind die Rufe, die außerhalb des eigentlichen Gesanges geäußert werden und wohl der Stimmfühlung dienen, nicht immer streng rhythmisch gereiht, obwohl sie schon gewisse Tendenzen dazu zeigen. In Abb. 4 sind diese Rufe von vier verschiedenen weiblichen Individuen dargestellt. Bei Tier (b) erscheinen sie deswegen in der Reihung abweichend, weil sie zwischen Gesängen geäußert wurden und hier von einem verpaarten Weibchen. Daher kann hier die andersartige Verteilung in der Zeit nicht als Individualkennzeichen herangezogen werden, wohl aber bei den



a

b

Abb. 5. Spektrogramme der Bellstrophe von *Alopex lagopus* (L.), zwei Rüden (a und b) (Zoologisches Institut der Humboldt-Universität, Leihgabe vom Tierpark Berlin; Zoo Leipzig).

drei anderen Tieren, die alle einzeln gehalten wurden. Tier (c) war noch nicht voll erwachsen, die Laute zeigen ein schmales Frequenzspektrum. Bei allen Tieren liegen die Hauptfrequenzen zwischen 640 und 1076 Hz. Ferner ist typisch ein Tonhöhenanstieg innerhalb eines Lautes (in Abb. 4 Tonhöhenverteilung von oben nach unten). Die Dauer der Laute schwankt zwischen 0,4 und 0,9 sec. Bei Tier (a) liegen die Laute fast ausschließlich in den Vierteloktaven von 640 bis 1076 Hz. Gelegentlich ist noch das unterste Filter der nächsten Oktave angesprochen (1280 Hz). Bei Tier (b) sind fast ausschließlich die Filter 640, 760 und 904 Hz angesprochen, nur selten noch 1076 Hz. Bei dem jüngeren Weibchen (Tier c) dagegen ist vor allem der Frequenzbereich von 640 Hz vertreten, zu Beginn des Lautes noch 538 Hz, am Schluß 760 Hz. Tier (d) hat sehr kennzeichnende Rufe, die fast rhythmisch gereiht erscheinen. Sie zeigen oft am Schluß wieder einen Frequenzabfall, so daß sie einen fast spiegelbildlichen inneren Aufbau aufweisen, nur gelegentlich fehlt der Schluß (z. B. beim vierten Laut). Der Laut beginnt mit 452 und 538 Hz, liegt dann im Mittelteil bei 640 bis 904 Hz (teilweise bis 1076 Hz), dabei steigt der Grundton im Mittelteil bis 760 Hz, gelegentlich auch 904 Hz auf. Die Lautbilder der vier Gibbonweibchen sind demnach eindeutig unterschieden, obwohl dieselbe Lautstruktur zugrunde liegt.

C. Lautfolgen, homotyp mit Strophenbildung

Alopex lagopus (L.) (Polarfuchs). Zur Verfügung stehen Aufnahmen von zwei Exemplaren (Abb. 5). Die Bellstrophe stellt eine rhythmische Reihung von Bell-Lauten dar, deren erster (seltener mehr) noch nicht ganz die volle Lautstärke aufweist. Die Grundfrequenzen liegen bei beiden Tieren bei 904 und 1076 Hz. In beiden Fällen handelt es sich um Rüden; die Laute wurden während der Ranzzeit i. w. S. geäußert. Die Unterschiede zwischen beiden Rüden sind augenfällig; Rüde (a) äußert nur drei Belllaute, Rüde (b) 6 Laute, dazu gelegentlich noch einen unvollkommenen Initiallaut, manchmal auch einen Nachruf, der langgezogen werden kann (in unseren Beispielen nicht vertreten). Beim Rüden (a) sind die Einzellaute deutlich länger als beim Rüden (b) und enthalten stärkere Obertonteile bis zu 3040 Hz. Beim Rüden (b) ist meist noch das Filter mit 760 Hz angesprochen, kaum dagegen das Filter mit 2152 Hz, das beim Rüden (a) in 5 der 6 abgebildeten Laute der beiden Bellstrophen enthalten ist. Die Lautpausen sind bei beiden Rüden annähernd gleich. Der Rhythmus ist offenbar durch die Pausen- nicht die Lautlänge bestimmt.

Vulpes vulpes (L.) (Rotfuchs). Die fünf hier vertretenen Exemplare gehören zwei verschiedenen Unterarten an (*Vulpes v. crucigera* Bechst. und *Vulpes v. fulva* Desm.) (Abb. 6). Leider handelt es sich bei *fulva* nur um weibliche Tiere (Fähen); damit können die hier auftretenden Unterschiede sexualspezifisch, subspezifisch oder individualspezifisch sein. Wir haben gelegentlich auch von Fähen der Unterart *crucigera* Bellstrophen gehört, besitzen aber keine brauchbaren Aufnahmen; immerhin haben wir

danach den Eindruck, daß die hier erfaßten Unterschiede subspezifisch sein könnten. Im einzelnen ist zu den vorliegenden Aufnahmen (Abb. 6) folgendes zu sagen: Die Tiere (a—c) sind Rüden, dabei ist (a) der Vater von (b) und (c). Bei dem Tier (a) liegen die Hauptfrequenzen der Bellstrophe (wie bei *Alopex* während der Ranz geäußert und homolog) zwischen 640 und 1076 Hz, die der schwachen Initiallaute vorwiegend bei 640 Hz. Obertöne von 1280 bis 2152 Hz kommen hinzu, bei den Hauptlauten kann auch das Filter um 538 Hz noch angesprochen werden. Die Bellstrophe zeigt eine deutliche Zweiteilung, durch Intensitätsunterschiede bedingt. Die Anzahl der Laute pro Strophe beträgt meist 6, die Strophenlänge ist recht konstant (etwa 1,4 sec). Die beiden Söhne von (a) haben ähnliche Bellstrophen, bei (b) besteht sie jedoch gewöhnlich nur aus 4 Lauten; bei (c) aus 6, bei beiden (wie beim Vater) kann noch ein kurzer Initial-

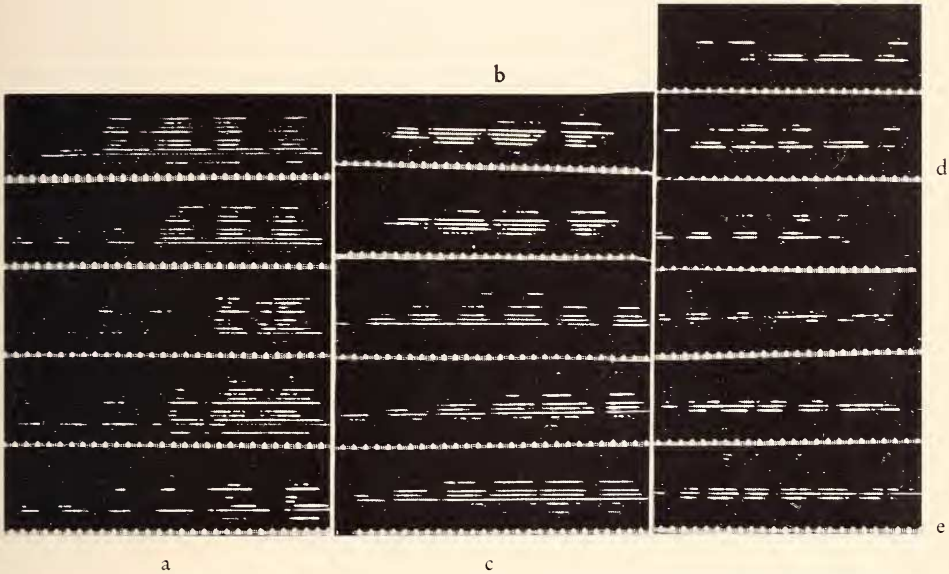


Abb. 6. Spektrogramme der Bellstrophe von *Vulpes vulpes* (L.), drei Rüden (a, b, c) und zwei Fähen (d = Silberfuchs, e = *Vulpes v. fulva* Desm.) (Zoologisches Institut der Humboldt-Universität u. Leihgaben vom Tierpark).

laut davor auftreten. Bei (b) sind die Laute im Mittel etwas länger als bei (c), die Pausen etwa gleich; bei allen ist die Pause vor dem letzten Laut der Strophe etwas länger. Die Rüden (b) und (c) (zu gleicher Zeit aufgenommen; Altersunterschiede von (c) s. Abb. 14) haben ein deutlich unterschiedenes Frequenzspektrum. Bei (b) liegt der Grundton bei 640 Hz, bei (c) bei 760 Hz. Auch für das menschliche Ohr klingt die Stimme von (b) deutlich tiefer als die seines Bruders. Abweichend sind die Stimmen der beiden

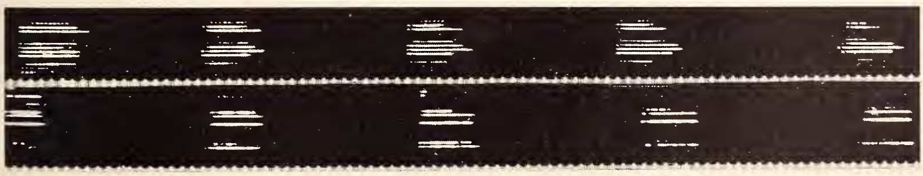


Abb. 7. Spektrogramme der Rufreihen von *Connochaetes taurinus* Burch., zwei Bullen (Zoo Köln, Tierpark Berlin).

Fähen (s. o.) (d) und (e). Ihr Frequenzspektrum ist schmaler und die Strophen sind individuell variabler. Bei (d) liegen die Hauptfrequenzen bei 904 und 1076 Hz, bei (e) kommt teilweise noch der Bereich um 760 Hz dazu; ihre Bellstrophen sind gewöhnlich länger (doch ist auch die Länge etwas variabel, vgl. Abb. 14).

a

b

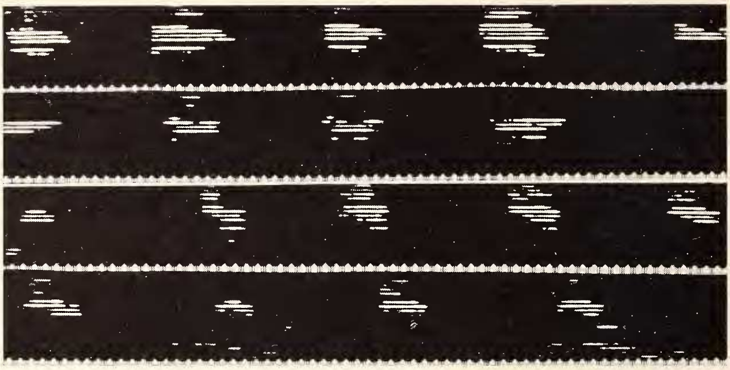


Abb. 8. Spektrogramme der Rufreihen von *Lynx lynx* (L.) während der Ranz. Zwei Kater (Zoo Leipzig, Tierpark Berlin).

D. Homotype strophige Langfolge

Connochaetes taurinus Burch. (Weißbartgnu) (Abb. 7). Es handelt sich um die strophige lange Ruffolge des Bullen. Bei beiden Bullen sind die Laute etwa gleich lang, die Abstände sind beim zweiten Bullen jedoch etwas größer. Deutliche Unterschiede weist das Frequenzspektrum zwischen beiden Tieren auf: Bei (a) liegen die Hauptanteile bei 320 bis 538 Hz (z. T. bis 269 Hz), dazu kommen Obertöne von 640 bis 904 Hz. Beim Bullen (b) liegen die Hauptfrequenzen bei 226 und 269 Hz, dann bei 538 Hz, dazu noch Obertöne bei 640 und 760 Hz. Die Klangfarbe ist auch für das menschliche Ohr gut zu unterscheiden.

E. Heterotype strophige Langfolge

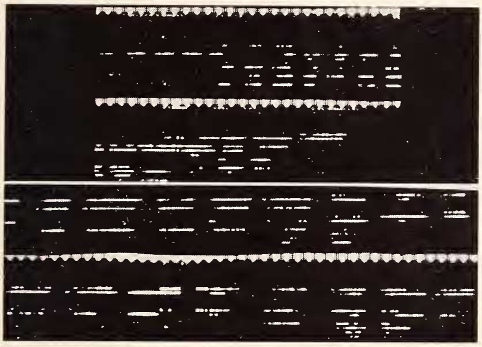
Lynx lynx (L.), (Europäischer Luchs) (Abb. 8): Die Kater äußern während der Ranzzeit eine längere Folge von Rufen, die unterschiedlichen Klangcharakter aufweisen. Beim Kater (a) sind zu Beginn die Hauptrufe vertreten, die mit breitem Spektrum einsetzen, während die Maunzer einen inneren Lautabfall erkennen lassen. Vom Luchs (b) sind nur Maunzer aufgenommen. Sie sind im Mittel kürzer als bei (a) und haben einen stärkeren Anteil von Obertönen. Die Hauptfrequenzen liegen bei beiden Tieren zwischen 640 und 1076 Hz. Der unterschiedliche Klangcharakter zwischen den Maunzern beider Tiere ist gut erkennbar und auch für unser Ohr zu hören.

Auch bei *Erethizon dorsatum* L. (Baumstachelschwein) handelt es sich um lange heterotype strophige Lautfolgen (vgl. Abb. 15). Abb. 9 zeigt zwei Exemplare unbekannten Geschlechtes. Die Rufreihen sind im Aufbau recht unterschiedlich (Tier [b] war allein), es kann unterschiedliche Motivierung nicht völlig ausgeschlossen werden. Bei (a) ist die Lautfolge durch eine Tonhöhenveränderung gekennzeichnet (hoch einsetzend und zum Ende abfallend), bei (b) ist ein leichter Endabfall ebenfalls erkennbar (tiefe Frequenzen hier oben!). Die Laute sind bei (b) länger, die Hauptfrequenzen tiefer (ab 269 Hz, bei (a) Grundfrequenz bei 320 Hz, bei der zweiten Rufreihe anfangs bei 380 Hz).

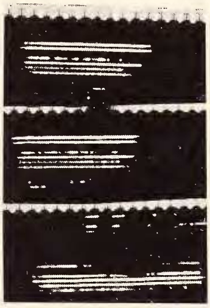
5. Sexualdimorphe Variabilität

Aus den bereits erwähnten Gründen ist es schwer, sichere Hinweise auf geschlechtsgebundene Unterschiede in der Ausprägung homomorpher Lautbildungen nachzuweisen. Sehr wahrscheinlich sind sie beim Banteng *(Bibos banteng* Raffl.) (Abb. 10). Es handelt sich um einen Langruf, den beide Geschlechter in derselben Situation (vor der Fütterung) äußern. Bei der Kuh, deren Stimme tiefer und voller klingt, sind die Hauptfrequenzen um 452 und 538 Hz, dazu kommen weitere starke Anteile von 640 bis 1076 Hz. Die Stimme des Bullen hat einen heiseren Klang, der vor allem durch Frequenzen von 1280 bis 2152 Hz und nur geringe tiefere Anteile bestimmt wird.

Auch bei *Equus przewalskii* Polj. scheinen sexualdimorphe Ausprägungen des Wieherns aufzutreten. Abb. 11 zeigt zwei Rufreihen (heterotyp, strophig) eines Hengstes und zwei einer Stute, von beiden Tieren beim Anblick einer ihnen gut bekannten Person geäußert. Generell erweisen sich diese Rufreihen wieder als recht variabel (intraindividuell), doch unterscheiden sich beide deutlich. Bei der Stute liegt die Hauptfrequenz der hell nach „iii" klingenden Hauptrufe bei 1520 Hz, beim Hengst bei 1808 Hz, das Spektrum der Stute ist reich an Obertönen. Die tiefsten Frequenzen liegen bei der Stute bei 452 und 538 Hz.



a
b



a
b

Abb. 9 (links). Spektrogramme von *Erethizon dorsatum* L. (Tierpark Berlin, Zoo Dresden). — *Abb. 10 (rechts).* Spektrogramme der Rufe von *Bibos banteng* Raffl., a = Kuh, b = Bulle (Tierpark Berlin).

6. Intraindividuelle Variabilität

Langlaut, mehrsilbig: *Cervus elaphus canadensis* Erxl. (Wapiti). Bei dem hier untersuchten Hirsch wurden zahlreiche Brunftrufe aufgenommen. Verglichen werden nur die typischen mehrsilbigen Langrufe. Dieser Langruf hat in den hier dargestellten Fällen eine Länge von 2,0 bis 2,2 sec. Er zeigt hier zwei Varianten; in den beiden unteren Kurven (Abb. 12) setzt er um 1076 Hz ein, dann geht er über die Vierteloktave 1280 Hz in den Bereich von 1520, 1808 und 2152 Hz mit Obertönen; am Ende fällt er wieder ab. Die beiden oberen Kurven stellen die zweite Form des Rufes dar, hier steigt der Grundton in der Mitte des Rufes auf 1808 und 2152 Hz (in der zweiten Kurve sogar bis 2560 Hz). Gelegentlich kommen noch kürzere Rufe vor, bei denen die Stimme in den Anfangsbereichen bleibt (1076 Hz, eventuell noch tiefere Komponenten). Diese Rufe sind nicht so lautstark. Tiefere Komponenten erhalten auch die „Sprengrufe" (rhythmisch gestoßene Laute, vgl. Abb. 1). Die eigentümliche Dominanz der hohen Frequenzen ist für den Wapiti sehr kennzeichnend (vgl. geographische Variabilität).

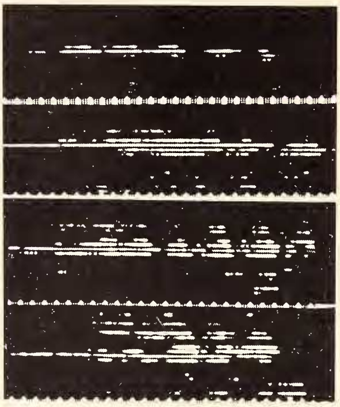


Abb. 11. Spektrogramme von Rufreihen von *Equus przewalskii* Polj., a = Hengst, b = Stute (Zoo Berlin).

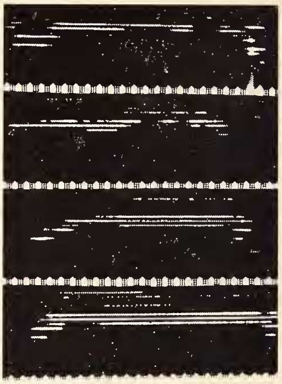


Abb. 12. Spektrogramme von vier Brunftrufen eines Hirsches des *Cervus elaphus canadensis* Erxl. (Tierpark Berlin).

Laute mit rhythmischem Impulswechsel: *Otaria bryonia* Blainv. (Mähnenrobbe). Der Bulle läßt diese rollend klingenden Laute während der Brunft hören. Die Hauptfrequenzen liegen zwischen 226 und 380 Hz mit weiteren Anteilen bis zu 905 Hz. Abb. 13 zeigt in Oszillogrammen diese Laute in sieben Ausführungen, vier davon zeitlich stärker gedehnt. Auffällig ist sofort die recht unterschiedliche Länge, in den hier vorliegenden Fällen zwischen 0,5 bis 2,3 sec; der Laut kann sekundär zu einem Langlaut gedehnt werden. Er tritt in zwei Formen auf, einer Kurzform (untere vier Kurven) und einer Langform (etwa doppelt so lang). Das Verhältnis der Impulswechsel pro Zeiteinheit zwischen Langlaut und Kurzlaut beträgt etwa 0,6 zu 1,0. Das könnte auf zwei Funktionstypen dieses Lautes hinweisen (kürzer, Impulsfolge schneller; länger, Impulsfolge langsamer).

Als Beispiel für eine homotype Strophe sei wieder der von uns ausführlicher untersuchte Rotfuchs *(Vulpes vulpes* [L.]) gegeben. Hier sind zwei Gesichtspunkte berücksichtigt: Variabilität einer bestimmten Lautform im Verlaufe des Lebens eines Individuums und Variabilität bei Wiederholungen unter gleichen Bedingungen. Abb. 14 zeigt die Bellstrophe eines Rotfuchsrüden in verschiedenen Lebensjahren, die letzte wenige Wochen vor seinem Tode, die erste während der Jugendentwicklung (sie ist als einzige in einem Innenraum aufgenommen und durch den Nachhall modifiziert). Im ganzen zeigen die Kurven eine gute Beständigkeit dieser Lautform auch mit den individuellen Eigentümlichkeiten, im Alter eine gewisse Verkürzungstendenz (die auch bei geringer Intensität auftritt).

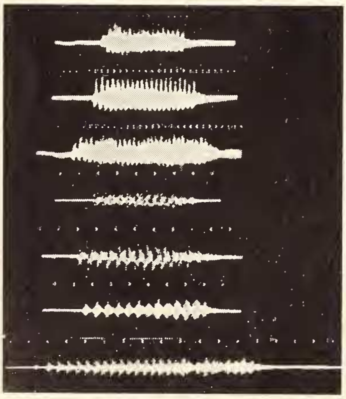


Abb. 13. Oszillogramme von Brunftrufen von *Otaria bryonia* Blainv. (Männchen), die vier unteren in dreifacher Zeitdehnung (Zoo Berlin).

Abb. 15 gibt die Bellstrophen und die davon abgeleiteten Bellschreie einer Fuchsfähe wieder (vgl. auch Abb. 6). Beide Lautformen zeigen das individualspezifische Frequenzspektrum, Verschleifungstendenzen sind auch bei den Bellstrophen erkennbar. In der Rhythmisierung der Strophe, ihrer Einteilung und der mittleren Länge ist eine Bestän-

digkeit deutlich. Eindeutig ist auch, daß der Bellschrei durch Verschleifen der Laute entsteht (durch Pausenwegfall sich das Lautgebilde etwas verkürzt, durch Lautdehnung zugleich wieder gestreckt werden kann). Es ist der Übergang zum Heulen der caninen Reihe innerhalb der Canidae. Die beständigste Komponente ist das (individuelle) Frequenzspektrum (die Klangfarbe).

Heterotype Lautfolgen, strophig: *Erethizon dorsatum* L. (Baumstachelschwein, vgl. Abb. 9). Zwei Rufreihen vom selben Tier, der Rhythmus ist recht beständig, der dreiteilige Aufbau (Vorrufe, Hauptrufe und Nachrufe) ist bei beiden Reihen deutlich, die Länge jedoch verschieden, wobei die Variabilität im Bereich der Vorrufe und der Nachrufe liegt (Abb. 16).

Panthera pardus japonensis Gray (Chinesischer Leopard) (Abb. 17): Die fünf Rufreihen eines weiblichen Tieres zeigen einen sehr beständigen Rhythmus, die Variabilität betrifft hier

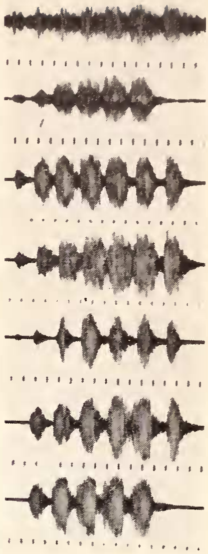


Abb. 14. Oszillogramme der Bellstrophe eines Rüden von *Vulpes vulpes crucigera* (geb. 1954) in verschiedenen Lebensaltern (verstorben 1963) Zoologisches Institut der Humboldt-Univ.).

vor allem die Länge der Rufreihe (vgl. Reschke, 1960). Stärkere Schwankungen der Pausenlänge treten besonders zwischen den Vorrufen auf (hier kann die Strophe auch noch abgebrochen werden) und wieder beim Nachstoßen; beim Hören hat man bereits deutlich den Eindruck eines „Einschwingens" der typischen Rhythmik.

Hylobates hoolock Harl. (Hulock): Bei diesem Gibbon sind zwei Strophen wiedergegeben (Abb. 17), zwischen beiden einige Rufe; das Einschwingen bei der Einleitung der Strophe ist deutlich und geht beim zweiten Male schneller als in der ersten Strophe. Der Grundaufbau der Strophen ist sehr beständig, die Länge (das Ausklingen) scheint etwas variabel zu sein. Selbst beim komplizierten Duett eines Paares des Weißhandgibbon *(Hylobates lar* L.) fanden wir eine überraschende Konstanz im Grundaufbau einschließlich des Einfallens des Männchens in den Weibchengesang (vgl. Tembrock 1962, 1964).

Equus grevyi Oust. (Grevy-Zebra) (Abb. 18): Die beiden Rufreihen eines Hengstes lassen den gemeinsamen Grundaufbau und das identische Frequenzspektrum gut erkennen. Die Variabilität liegt hier wieder in den Vorrufen (dunkle Laute, einmal gestoßen,

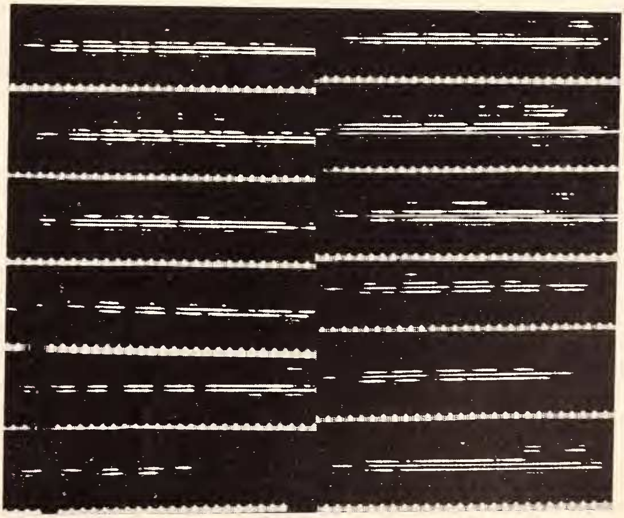


Abb. 15. Spektrogramme von Bellstrophen und Bellschreien einer Fähe von *Vulpes vulpes fulva* Desm., die 12 Lautfolgen wurden nacheinander geäußert (Zoologisches Institut, Leihgabe Tierpark Berlin).

einmal weitgehend zusammengezogen), sowie in den Nachstoßern, die im zweiten Fall überhaupt fehlen. Die Hauptlaute sind eine Kombination von Hoch- und Tieflauten (eselartige „ii"-Komponente mit hohen Frequenzen), gegen Ende trennen sich beide und wechseln rhythmisch; die abgelösten Tieflaute („Grunzer") können dann noch als Nachstoßen auftreten; sie sind nicht ganz so volltönig wie die Vorrufe, denen sie sonst stark ähneln.

7. Diskussion

Die vorliegenden Untersuchungen der intraspezifischen Variabilität von Lautäußerungen bei Säugetieren beschränkt sich auf artspezifische Lautformen, die als primäre Lauttypen aufgefaßt werden (keine Mischlaute sind), die gut definierbare Eigenschaften aufweisen und situationsspezifisch sind. Das alles sind Kriterien, die einen spezifischen Selektionsdruck vermuten lassen und zu der Annahme berechtigen, daß diese Lautformen durch spezielle evolutive Vorgänge ihre Ausgestaltung erfahren haben. Experimentelle Funktionsanalysen fehlen jedoch noch weitgehend. Beim Rotfuchs *(Vulpes vulpes)* wissen wir auf Grund eigener Versuche, daß die Bellstrophe der Stimmfühlung zwischen Fortpflanzungspartnern dient, synchronisierend wirkt und außerdem Individualkennzeichen liefert. Spielt man über Tonband eine bestimmte Bellstrophe eines Rüden einer Fuchsgruppe vor, dann reagiert zu der entsprechenden Saison nur die mit ihm verpaarte Fähe auf diese Lautattrappe und sucht nach dem Rüden.

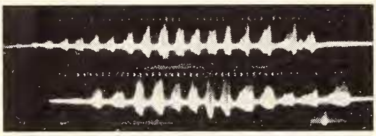


Abb. 16. Oszillogramme zweier Rufreihen von *Erethizon dorsatum* L. (Zoo Dresden).

Da wir im ganzen noch recht wenig über die Funktionen der hier untersuchten Lautformen wissen, mußte ein anderer Weg eingeschlagen werden, der geeignet erscheint, einige Gesetzmäßigkeiten bei der Entwicklung dieser Lautformen zu erschließen. Diese Laute stehen generell im Dienste der Kommunikation (Fortpflanzung, Soziologie), sie können wenigstens drei Funktionen aufweisen: a. Sie dienen der Artkennzeichnung, b. der Individualkennzeichnung und c. spezifischen sozialen Funktionen (vgl. Tembrock, 1963 d).

Die vorliegende Untersuchung soll nun die Frage prüfen, inwieweit aus der intraspezifischen Variabilität dieser Lautformen auf die Funktionen geschlossen werden kann und welche Gesetzmäßigkeiten dieser Variabilität zugrunde liegen. Die intraspezifische Variationsbreite muß nicht nur berücksichtigt werden, wenn Lautinventare aufgestellt und Definitionen für artspezifische Laute gegeben werden, sondern auch bei vergleichenden Untersuchungen unter phylogenetischen Gesichtspunkten. Intraspezifische Variationsbreite kann ebenso Ausdruck einer größeren Toleranz der selektionierenden Faktoren sein wie ein funktioneller Faktor, etwa zur Förderung der Ausbildung individueller oder geschlechtsgebundener Kennzeichen. Für die Ausgestaltung der Lautgebung sind folgende Faktoren zu berücksichtigen: 1. Die anatomischen und physiologischen Eigenschaften der lauterzeu-

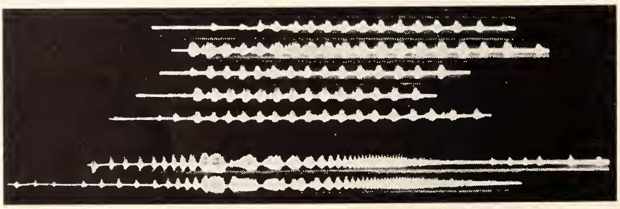


Abb. 17. (Oben) Oszillogramme von 5 Rufreihen von *Panthera pardus japonensis* Gray (weibliches Tier) (Tierpark Berlin). (Unten) Zwei aufeinanderfolgende „Gesänge" von *Hylobates hoolock* Harl. (Nach einer Schallplatte zum Buch: Artis Dieren-Encyclopedie, Amsterdam).

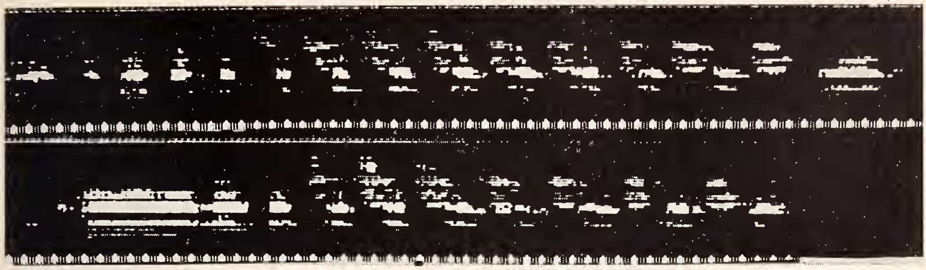


Abb. 18. Spektrogramme zweier Rufreihen von *Equus grevyi* Oust. (Hengst) (Zoo Berlin).

genden Systeme. 2. Die anatomischen und physiologischen Eigenschaften der Schall-Rezeptoren einschließlich der ihnen zugeordneten neuralen Mechanismen. 3. Der Funktionsbezug im Gesamtverhalten. 4. Die Schallausbreitung, -leitung und -reflektion beeinflussende Eigenschaften des natürlichen Lebensraumes. 5. Die allgemeine „Geräuschkulisse" des natürlichen Lebensraumes. 6. Die Beschränkung der Wirksamkeit anderer Kommunikationsmittel.

Alle diese Faktoren können in der stammesgeschichtlichen Ausgestaltung der spezifischen Lautformen, die unseren Untersuchungen zugrunde liegen, mitgewirkt haben. Erst auf diesem Hintergrund läßt sich das vorgelegte Material sinnvoll diskutieren.

Als genetischer Isolationsmechanismus hätte die Lautgebung eine entscheidende Funktion, wenn sie bei der Auswahl des Fortpflanzungspartners ausschlaggebend wäre. Derartige Fälle sind von Insekten, Amphibien und Vögeln durchaus bekannt. Besonders eindrucksvoll tritt diese Funktion bei nahe verwandten Arten hervor, deren Lautgebung bei Überlappung des Verbreitungsgebietes deutliche Divergenzen zeigt, während sie außerhalb der gemeinsamen Verbreitung dieser Arten weniger different ist. Für Säugetiere sind derartige Beispiele nicht bekannt; doch liegt das vermutlich an dem noch geringen Untersuchungsmaterial. Ob die eigentümlich hohe Stimme des Wapitis (der körperlich zu den größten Unterarten des Rothirsches zählt) mit dem in den nördlichen Bereichen des amerikanischen Kontinents gemeinsamen Vorkommen mit dem Elch zusammenhängt, dessen Brunftruf wesentlich tiefer ist, kann einstweilen nicht entschieden werden, wäre aber möglich.

Für die Beurteilung der intraspezifischen Variabilität sollte man von der intraindividuellen Variabilität ausgehen. Man könnte sich eine Entwicklungsreihe denken mit folgendem Weg:

INTERSPEZIFISCHE VARIABILITÄT
↑
sexualdimorphe V.
↑
subspezifische V. ← (geographische V.)
↑
interindividuelle V. ←
↑
intraindividuelle Variabilität

INTRASPEZIFISCHE VARIABILITÄT

Dieser Genese unterlagert ist die Lautgestaltung als solche, von den einfachen Kurzlauten bis zu den komplexen Lautfolgen (heterotype Langstrophen). Diese Ausgestaltung folgt bestimmten Gesetzmäßigkeiten, die vor allem von der Funktion her bestimmt werden. Mit der Anzahl der Parameter, die zur Kennzeichnung eines Lautmusters erforderlich sind, wächst der potentielle Informationsgehalt (ausgedrückt in

„bit"). Komplexere physiologische Zustandsformen des „Expedienten" können dem „Perzipienten" übermittelt werden; durch Rückkopplung (Antwort des Empfängers) können weitere Gestaltungsprinzipien wirksam werden; dabei folgt die Lautgebung vergleichbaren Prinzipien, wie das optisch wirksame Verhalten, wenn auch mit stärkerer Dominanz der zeitlichen Muster gegenüber den räumlich orientierten. „Räumlich" wäre im Bereich der Lautgebung das gleichzeitig auftretende Frequenzmuster, gegebenenfalls eine „Polyphonie", zu welcher die Syrinx der Vögel bessere Voraussetzungen bietet als der Larynx der Säugetiere, bei denen jedoch das „Ansatzrohr" wesentlich zur Ausgestaltung der Lautbildung beitragen kann.

Da Säugetiere im allgemeinen in erheblichen Bereichen des Spektrums Frequenzmuster zentralnervös verarbeiten können, kann hier ein wesentlicher Informationsgehalt vermittelt werden. Die vorliegenden Analysen weisen sehr deutlich darauf hin, daß gerade das Frequenzspektrum in der intraspezifischen Variabilität eine besondere Bedeutung hat. Ein Teil der hier vorgeführten Laute hat Klangcharakter, einige (Rinder z. T., Pferde, Hirsche z. T.) weisen mehr Geräuscheigenschaften auf. Die intraindividuelle Variabilität bei den untersuchten Arten zeigt ein bemerkenswert eindeutiges Frequenzspektrum, den Wapiti ausgenommen. Hier ist die Variabilität fraglos eine Funktion der Intensität. Bei der höchsten Intensitätsstufe wird im Mittelbereich des Lautes (Abb. 12) die höchste Grundfrequenz erreicht. Dies könnte aus polyphonen Lautgebilden, wie sie der Isubra äußert, hervorgegangen sein durch Fortfall der tieferen Komponenten. Bei der Fuchsfähe (*Vulpes vulpes fulva,* Abb. 15) wird die Intensitätsänderung nicht von einer Frequenzänderung begleitet, sondern von einer Änderung im zeitlichen Muster (Dehnung, Verschleifen).

Die vergleichende Betrachtung der hier untersuchten interindividuellen Variabilität macht es wahrscheinlich, daß bei diesen Säugetieren das Frequenzspektrum ein entscheidendes Individualkennzeichen darstellt, besonders bei ungegliederten Kurz- und Langlauten.

Bei den zeitlich gegliederten Lautfolgen (homotyp = aus gleichartigen Lauten; heterotyp = aus verschiedenartigen Lauten) sind die zeitliche Periodenbildung (rhythmische Gliederung der Lautfolge) und — bei strophigen Lautgebilden — die Strophenlänge (Anzahl der Laute pro Strophe) weitere Kennzeichen interindividueller Variabilität. Die typische Strophenbildung (als „Zeitgestalt") ist individualspezifisch, ähnlich wie es für das Hahnenkrähen bekannt ist, wo es selbst bei vorzeitiger hormonaler Auslösung in der Ontogenese schon das für das betreffende Individuum zeitlebens typische Lautmuster aufweist (vgl. Marler, Kreith, Willis, 1962). Vergleichbar wäre hier der von uns untersuchte Fuchsrüde (Abb. 14). Bei dieser Art, und ähnlich beim Polarfuchs, ist neben dem Frequenzspektrum die Strophenlänge individualtypisch. Bei längeren gegliederten Lautfolgen zeigen die Strophen gewöhnlich eine Dreiteilung: Initialrufe, Hauptrufe, Finalrufe („Nachstoßen" usw.). Die größte Variabilität zeigen die Initial- und Finalrufe; von hier aus können die Evolutionsschritte über die Artgrenze hinaus ausgehen, wie es Reschke (1960, vgl. Tembrock, 1962) für die Großkatzen (Pantherinae) nachgewiesen hat, bei denen die Rufreihe von Leopard und Jaguar vom Nachstoßen (den Finallauten) der Rufreihe des Löwen abgeleitet werden kann.

Aus dem hier vorgelegten Material lassen sich für die intraspezifische Variabilität verschiedene Gesetzmäßigkeiten erkennen: 1. Eine bestimmte Lautform kann individualspezifische Eigenschaften im Bereich des Frequenzspektrums aufweisen. 2. Intraspezifische Variabilität kann durch Intensitätsunterschiede zustande kommen. 3. Intraspezifische Variabilität kann durch verschiedene Anzahl homotyper Laute im Aufbau einer Strophe bedingt sein. 4. Intraspezifische Variabilität kann bei heterotypen Lautfolgen auf Abänderungen im Bereich der Initial- und Finallautfolgen beruhen.

Funktionell kann die intraspezifische Variabilität dienen: 1. Der Kennzeichnung des Geschlechts (lautlicher Sexualdimorphismus), 2. der Individualkennzeichnung, 3. der

Übermittlung bestimmter Informationen (bei Intensitätsschwankungen im Sinne einer quantitativen Differenzierung) und 4. der Isolation von Populationen (bis zu Unterarten hin).

Der gesamten Variabilität kann eine artkennzeichnende Funktion des betreffenden Lautes unterlagert sein. Damit kann (subjektiv formuliert) die Bellstrophe eines Fuchsrüden für eine Fähe aussagen: Schallquelle bedeutet (a) Rotfuchs, (b) Rüde, (c) „mein" Fortpflanzungspartner, (d) Kontaktsuche. Dieser Informationsgehalt muß demnach in dem Lautmuster enthalten sein. Die intraspezifische Variabilität könnte dabei im Dienste von (b) und (c) eingesetzt werden. Die Informationen (a), (b) und (d) könnten einen angeborenen Auslösemechanismus (AAM) ansprechen, über den ein Instinktverhalten (erfahrungslos und phylogenetisch fixiert) ausgelöst wird. Die Information (c) muß einen individuellen Erfahrungsinhalt ansprechen: Die Fähe muß gelernt haben, die Bellstrophe ihres Rüden von der anderer zu unterscheiden. Hierbei sind Frequenzspektrum und Strophenlänge die wesentlichen Parameter. Da hier, wie in vielen anderen Fällen ähnlicher Funktionsbeziehungen, dieser Lernvorgang arterhaltende Bedeutung hat, nennen wir ihn obligatorisch (TEMBROCK, 1963 a, 1963 d). Das Informationsmuster weist Eigenschaften von Zeitgestalten auf und scheint einem typischen Gestaltungsdruck zu folgen, der eine sichere Unterscheidung von den summativ auf einen AAM wirkenden Schlüsselreizen gestattet. Bestimmte Prägnanzgesetze formen bevorzugte Rhythmen (zeitlich) und räumliche Ordnungssysteme, abhängig von den Arbeitsprinzipien der informationsverarbeitenden Strukturen (ZNS). Hypothetisch postulieren wir in diesen einen AGM (Angeborenen Gestaltbildenden Mechanismus), der die Inhalte des obligatorischen Lernens dem arttypischen Verhalten zuordnet, und dessen Arbeitsweise die Strukturierung (Gestaltung) der Informationssendungen (hier also der Lautmuster) wesentlich mitbestimmt. Damit könnte uns das Studium der intraspezifischen Variabilität bestimmter Lautformen wesentlichen Aufschluß über diese Gestaltungsprinzipien geben, die überall dort zu erwarten sind, wo die Lautmuster der Individualkennzeichnung dienen, und das Ansprechen bestimmter Individuen arterhaltende Funktionen hat.

Das vorgelegte Material kann nicht mehr als eine erste Orientierung sein, mit der die Vielfalt der Fragestellungen angedeutet werden soll, die sich mit dem Studium der intraspezifischen Variabilität verbinden. Wir sind überzeugt, daß auch bei den Säugetieren Lautäußerungen am Aufbau des Verhaltens beteiligt sind und damit auch einen Evolutionsfaktor darstellen können.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wird die intraspezifische Variabilität arttypischer Lautformen bei Säugetieren unterteilt in: Geographische Variabilität, interindividuelle Variabilität, sexualdimorphe Variabilität und intraindividuelle Variabilität. Es werden auf Grund von Klangspektrogrammen und Oszillogrammen nach Bandaufnahmen Beispiele unter Berücksichtigung verschiedener Lauttypen gegeben.

1. Der Brunftruf von Unterarten von *Cervus elaphus* zeigt generell eine Zunahme der Tonhöhe von West nach Ost.
2. Beispiele für interindividuelle Variabilität sind Kurzlaute von *Lemur catta,* Rufe von *Bos indicus,* homotype Lautfolgen von *Hylobates lar,* homotyp strophige Lautfolgen von *Alopex lagopus* und *Vulpes vulpes,* homotype Langstrophen von *Connochaetes taurinus,* heterotype Langstrophen von *Lynx lynx* und *Erethizon dorsatum.*
3. Als mögliche Beispiele für sexualdimorphe Variabilität werden *Bibos banteng* und *Equus przewalskii* genannt.
4. Die intraindividuelle Variabilität wird dargestellt an *Cervus elaphus canadensis, Otaria bryonia, Vulpes vulpes, Erethizon dorsatum, Panthera pardus japonensis, Hylobates hoolock* und *Equus grevyi.*
5. Grundlagen und Bedeutung der intraspezifischen Variabilität werden erörtert; als wesentlich erweisen sich vor allem das Frequenzspektrum, bei Lautfolgen auch Anzahl der Laute

(Strophenlänge, Rhythmus), bei heterotypen Langfolgen Ausgestaltung der Initial- und Finallaute. Bei Lauten mit innerem Impulswechsel wurde die Beziehung: Lautdehnung und verlangsamter Impulswechsel sowie Lautkürzung und beschleunigter Impulswechsel gefunden. Die Ausgestaltung der Lautformen wird einmal Angeborenen Auslösemechanismen (AAMn), zum anderen über obligatorische Lernvorgänge Angeborenen Gestaltbildenden Mechanismen (AGMn) zugeordnet.

Summary

The intraspecific variability of specific sounds produced by mammals are divided in: geographic variability, interindividual variability, sexualdimorphic variability, intraindividual variability. On the basis of spectrographic and oscillographic analysis of tape recordings example are given with regard to different types of sounds.

1. The rut call of subspecies of *Cervus elaphus* shows in general a pitch increasing from west to east.
2. Examples of interindividual variability are short sounds of *Lemur catta,* calls of *Bos indicus,* homotypical sound sequences of *Hylobates lar,* homotypical strophic sound sequences of *Alopex lagopus* and *Vulpes vulpes,* homotypical long sound sequences of *Connochaetes taurinus,* heterotypical long sound sequences of *Lynx lynx* and *Erethizon dorsatum.*
3. The possibility of sexualdimorphic variability is discussed in the examples of *Bibos banteng* and *Equus przewalskii.*
4. Examples of intraindividual variability: *Cervus elaphus canadensis, Otaria bryonia, Vulpes vulpes, Erethizon dorsatum, Panthera pardus japonensis, Hylobates hoolock* and *Equus grevyi.*
5. Basic mechanisms and functions of intraspecific variability are discussed. As an important factor has been shown the spectrum of frequencies, and in sound sequences the number of sounds (length of strophes, rhythm); in heterotypical long sound sequences of the structure (and sequence) of initial and final sounds are important. In sounds with periodical changes of impulses, shortening of the sounds are correlated with acceleration of impulse changes and vice versa. Factors involved in the evolution of types of sounds are the innate releasing mechanisms (IRM) and on the other hand — correlated with obligatory learning — innate gestalt-creating mechanisms (IGM).

Literatur

Andrew, R. J. (1963): The origin and evolution of the calls and facial expressions of the primates; Behaviour **20**, 1–109.

Donath, P. (1960): Untersuchungen zur Lautgebung der Cerviden; Diplomarb. Humb.-Univ., Berlin.

Haltenorth, Th. (1963): Klassifikation der Säugetiere. Artiodactyla. Handb. der Zool. Band 8, Lieferung 32.

Lilly, J. C. (1961): Man and Dolphin, New York.

Marler, P., Kreith, M., and Willis, E. (1962): An analysis of testosterone induced crowing in young domestic cockerels; Anim. Behav. **10**, 48–54.

Reschke, B. (1960): Untersuchungen zur Lautgebung der Feliden; Diplomarb. Humb.-Univ., Berlin.

Schwartzkopff, J. (1963): Vergleichende Physiologie des Gehörs und der Lautäußerungen. Fortschr. Zool. **15**, 213–336.

Tembrock, G. (1958/1959): Probleme der Bio-Akustik; Wiss. Z. Humb.-Univ., Berlin, Math. Nat. **8**, 573–587.

Tembrock, G. (1959a): Tierstimmen, eine Einführung in die Bioakustik; Wittenberg.

Tembrock, G. (1959b): Homologie-Forschung an Caniden-Lauten; Verh. D. Zool. Ges. Münster: 320–326.

Tembrock, G. (1959c): Stimmliche Verständigung unter Tieren, ein Forschungsproblem der Bioakustik; Wiss. Fortschr. **9**, 302–306.

Tembrock, G. (1960): Struktur- und Homologieprobleme bei Lauten höherer Wirbeltiere; Forschen und Wirken **2**, 329–352.

Tembrock, G. (1961): Lautforschung an *Vulpes* und anderen Caniden; Zool. Anz. Suppl. **24**, 482–487.

Tembrock, G. (1962): Methoden der vergleichenden Lautforschung; Sympos. theriol. Brno: 329–338.

Tembrock, G. (1963a): Grundlagen der Tierpsychologie; Berlin.

Tembrock, G. (1963b): Mischlaute beim Rotfuchs *(Vulpes vulpes* L.); Z. Tierpsychol. **20**, 616–623.

TEMBROCK, G. (1963c): Acoustic Behaviour in Mammals; in: BUSNEL: Acoustic Behaviour of Animals; Amsterdam: 751–786.
TEMBROCK, G.: (1963d): Probleme der Stammesgeschichte der Lautgebung; Biol. Rundschau 1, 97–104.
TEMBROCK, G. (1964): Neurophysiologische Grundlagen des Instinktverhaltens in ethologischer Sicht; Nova Acta Leopoldina N. F. 28, 343—360.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. G. TEMBROCK, Zoologisches Institut der Humboldt-Universität, Berlin N 4, Invalidenstraße 43

Über *Phoca vitulina largha* Pallas, 1811 und weißgeborene Seehunde[1]

Von ERNA MOHR

Eingang des Ms. 1. 11. 1964

Als das Hamburgische Zoologische Museum am 26. April 1937 von dem Hamburger Tierhändler OTTO FOCKELMANN zwei frischtote junge Seehunde bekam, die er mit anderen Tieren zusammen von Korea eingeführt hatte, war der 1935 erschienene 3. Band der russischen Ausgabe von OGNEV's „Mammals of U. S. S. R. and adjacent Countries“, der die Pinnipedia enthält, noch nicht in Hamburg benutzbar. Nach einigem Zögern katalogisierte ich die beiden Tiere damals als *Phoca vitulina largha* Pallas. Später kamen mir nach Vergleich mit Schädeln in anderen Museen doch Zweifel, und ich beschrieb diese Korearobben 1941 als *Phoca petersi* n. sp., dabei offenlassend, ob man sie als selbständige Art oder als Unterart von *vitulina* ansehen müsse. Jedoch schon 1942 wies SCHWARZ, der in der glücklichen Lage war, authentisches Material von *largha* vergleichen zu können, nach, daß es sich bei unseren Korearobben einwandfrei um *Phoca vitulina largha* Pallas, 1811, handelte. PALLAS hatte den Artnamen gewählt nach dem an den Küsten des Ochotzkischen Meeres gebräuchlichen Volksnamen für dieses Tier: „Largha“ oder „Larkha“.

Diese beiden am 26. April 1937 in Hamburg eingegangenen Tiere dürften aus der gleichen Gegend und zur gleichen Zeit gefangen sein wie das von LEROY (1940, p. 67) besprochene Tier, das am 25. März 1937 bei Lung-hsu-tao K'on, einer kleinen Insel auf 37° 23' N, 122° 40' O querab Shantung getötet wurde.

Wie diese Largha aussieht, zeigt eine Anzahl von Lebendphotos, die Prof. Dr. KLAUS ZIMMERMANN im Mai 1956 im Aquarium von Tsingtao/Shantung aufnahm (Abb. 1). Von diesen drei Tieren kam das größere von Yeng-Hsion/Shantung, während die beiden kleineren von Lu-Ta an der chinesischen Nordostküste stammten, also alle drei aus dem Gelben Meer zwischen Korea und dem Festland. — Abb. 2 zeigt die Aufnahmen eines Jungtieres aus dem Museum Tsingtao, ebenfalls von ZIMMERMANN mitgebracht. Das Todesdatum dieses Jungtieres war nicht bekannt; die dunkle Gesichtszeichnung mit den hellen Augenringen spricht für ein Alter von nur wenigen Monaten; es ist die gleiche Gesichtszeichnung, die ein lebendes Jungtier von der St. Lorenz-Insel westlich von Alaska zeigt (und die wohl alle jungen Seehunde in den ersten Lebensmonaten bis zum Herbst ihres Geburtsjahres haben), das kurz nach seiner Einlieferung Anfang Juni 1959 im Zoo Seattle aufgenommen wurde (Abb. 3). — Abb. 4 zeigt das gleich den Schädeln und dem anderen Fell 1943 verlorengegangene Fell des männlichen Tieres von *Phoca petersi* Mohr, 1941, Abb. 5 links den Schädel des weiblichen Holotypus. Die weitgetrennten Cristen zeigen deutlich, daß es sich um noch recht junge Tiere handelt, die — da die braune Gesichtszeichnung bereits verschwunden ist — wahrscheinlich ein bis zwei Jahre alt waren.

[1] Dr. VICTOR B. SCHEFFER, dem allezeit hilfreichen Freunde gewidmet.